DE LA VIE PELAGIQUE TEMPORAIRE A LA VIE PELAGIQUE PERMANENTE

PAR

LOUIS FAGE

Paris

Depuis longtemps certain aspect larvaire de nombreuses formes pélagiques faisant partie du plancton permanent a retenu l'attention des naturalistes et a conduit quelques-uns d'entre eux à considérer cette faune comme primitive. Si cette conclusion s'est par la suite avérée inexacte et si l'origine littorale de types planctoniques même les plus spécialisés, comme les Siphonophores par exemple (W. GARSTANG, 1946), a pu être mise en évidence, il n'en reste pas moins que cet aspect larvaire, qui avait frappé les premiers observateurs, demeure dans bien des cas évident.

Sans doute, beaucoup de larves d'espéces benthiques mènent aussi, durant un temps plus ou moins long, une existence pélagique; et le fait que les constituants de ce plancton temporaire et du plancton permanent fréquentent ainsi un même milieu, qui a ses exigences propres, peut rendre compte de certains traits d'organisation communs aux uns et aux autres. Mais il y a plus, et nous savons bien que la ressemblance entre Appendiculaires et larves d'Ascidies n'est pas seulement superficielle; que le *Dactylactis Benedeni* Gravier (1904) est bien une larve sexuée de Cérianthe; que l'*Amphioxides* n'est qu'un *Amphioxus* continuant indéfiniment sa vie en haute mer (R. GOLDSCHMIDT, 1933); que les *Grimothea*, dont les essaims innombrables colorent en rouge, par place, la surface des Mers du Sud, ne sont que des larves de *Munida* qui peuvent, sous certaines conditions, arriver en cet état à maturité (MATTHEWS, 1932); que ces Gobiidés, transparents comme le cristal, appartenant aux genres *Aphya* et *Crystallogobius*, issus, comme tous les membres de leur famille, d'oeufs fixés sur les fonds littoraux, prolongent leur existence pélagique jusqu'au moment où ils reviennent à la côte pondre à leur tour et mourir. Sans parler des cas encore incomplètement élucidés des grands Glaucothoés, larves de Pagures (THOMPSON, 1943) et des *Eryoneicus*, larves de *Polycheles* (BOAS, 1939), que d'exemples encore à citer d'organismes planctoniques auxquels on peut, à bon droit, reconnaître pour origine des larves de formes littorales n'ayant pas accompli sur le fond la métamorphose qui leur eut assuré, comme à leurs congénères, la persistance de la vie benthique. La connaissance des

facteurs susceptibles de retarder cette métamorphose est donc de première importance si l'on veut comprendre les processus qui ont pu conduire à un tel résultat.

Cette métamorphose, qui s'accomplit normalement au moment où les larves abandonnent leur vie vagabonde entraîne des modifications profondes: non seulement la perte des attributs larvaires, cils, bras, lobes foliacés, flotteurs, d'un si puissant secours pour alléger l'organisme alors qu'il dérivait dans le plancton, et l'acquisition progressive des formes de l'adulte, mais aussi la transformation des organes internes correspondant au nouveau régime qui va être adopté.

Il ne fait aucun doute qu'une telle crise ne peut être déterminée que par l'action des facteurs internes analogues à ceux qui régissent partout les différentes étapes du développement. Facteurs héréditaires puisque, pour une espèce donnée, la durée de la vie larvaire est comprise entre des limites assez étroites: elle constitue un caractère spécifique.

Mais, d'autre part, la métamorphose ne peut s'accomplir que dans certaines conditions de milieu: de même que, chez beaucoup de parasites, les larves pélagiques ne poursuivent leur développement qu' après avoir pris contact, en temps voulu, avec un hôte déterminé, de même les larves des espèces benthiques, quand la durée de leur vie pélagique est révolue, doivent nécessairement, pour se métamorphoser, attérir sur un fond *convenable,* faute de quoi, incapables de vivre plus longtemps entre deux eaux, elles meurent.

Les recherches si suggestives de JÄGERSTEN (1940) sur les *Protodrilus* montrent bien le rôle des facteurs externes dans ce phénomène et les exigences des larves. Si celles de ce Polychète, après avoir erré dans le plancton tombent sur un fond de sable coquiller qui est celui dans lequel vit l'adulte, la métamorphose s'accomplit immédiatement. On l'obtient facilement en aquarium dans de telles conditions. Mais que le fond de l'aquarium soit maintenu net, sans sable ni coquilles, les larves continuent à nager quelque temps puis s'altèrent et meurent. Vient-on, à émietter dans l'eau quelques fragments de coquilles prélevées sur l'habitat normal de l'espèce, les larves fraîches que l'on y place tombent sur le fond et se transforment toutes en petits Vers rampants, dans les quelques heures suivantes. Le même résultat est obtenu, si dans un aquarium, même dépourvu de sédiments, on emploie de l'eau ayant séjourné sur les fonds fréquentés par l'adulte. Ainsi donc, la larve, bien qu'arrivée au terme de sa vie pélagique, est incapable de se métamorphoser entre deux eaux; il lui faut comme un catalyseur, produit peut-être par les organismes vivant à la surface du fond convenable, pour précipiter sa chute et déclencher sa métamorphose.

Si ces exigences étaient toujours aussi impératives, la marche du développement toujours aussi étroitement fixée, aucune possibilité ne serait laissée aux larves d'échapper à la métamorphose sur le fond ou à la mort rapide, et

aucun éclaircissement ne serait fourni de ce côté au problème que nous envisageons.

Or, c'est bien là évidemment le sort normal de ces larves; mais le déroulement des phénomènes vitaux, au déterminisme complexe, est rarement soumis à de telles règles sans que certains accomodements ne viennent en tempérer la rigidité. C'est pourquoi, aussi bien du côté des facteurs internes que du côté des facteurs externes, solidairement responsables de la métamorphose, on note souvent un certain relâchement de leur action, qui peut orienter les larves vers d'autres destinées.

Il faut d'abord rappeler que l'élévation de la température peut entraîner un raccoureissement de la période larvaire; il en est de même de l'abondance de la nourriture.

On connaît, en revanche des cas où, en l'absence de conditions favorables, la durée de la vie larvaire peut souffrir quelque prolongation. Les expériences rappelées sur le *Protodrilus* montrent déjà qu'une larve prête à se métamorphoser peut encore nager quelque temps si aucun substratum convenable ne lui est offert. Il a été reconnu par divers observateurs, notamment par J. H. DAY et D. P. WILSON (1934) que, pour d'autres espèces de Polychètes, ce délai peut dépasser, dans certains cas, une semaine (*Scololepis fuliginosa* Cl.). Peut-être, pour certaines larves de Poissons, est-il encore plus étendu. D'après H. M. KYLE (1913), un petit Pleuronecte qui se reproduit au large de nos côtes, l'*Arnoglossus laterna*, se métamorphose d'autant plus tôt que le plateau continental, plus proche de ses lieux de ponte, est plus rapidement atteint il n'a, à ce stade, que 16 millimètres de longueur sur les côtes de Hollande, mesure 18 à 20 millimètres sur celles du Danemark, 21 à 26 millimètres dans la Manche et n'aborde la côte, dans le Golfe de Gascogne, qu'à une taille de 26 à 30 millimètres. Il peut donc, suivant les circonstances, prolonger sa vie larvaire, en attendant la rencontre du fond, qui est encore nécessaire pour déclencher sa métamorphose. Ainsi s'explique la présence de larves géantes appartenant à des groupes variés et parfois signalées dans le plancton.

Mais on peut, d'autre part, citer des cas où les facteurs internes qui décident de la métamorphose sont assez puissants pour que celle-ci reçoive, en dépit des conditions habituelles de milieu non satisfaites, au moins un commencement de réalisation et parfois son complet accomplissement. On trouvera signalées par GUNNAR THORSON (1946), dans son beau travail sur le développement des Invertébrés marins des eaux danoises, des larves d'Echinodermes, d'Annélides, de Mollusques littoraux qui, au cours de leur vie pélagique, ont amorcé un début de métamorphose. MONRO (1931) a capturé au milieu de l'Atlantique des larves d'une Terebelle appartenant au genre *Loimia,* qui, par 100 à 200 mètres de profondeur, continuaient leur évolution et avaient largement dépassé le stade où, à la côte, elles sont déjà enfermées dans leur tube de vase. On a même rencontré ainsi (TH. C. NELSON, 1928) de jeunes Moules pourvues en guise de flotteur de quelques bulles d'air enfermées dans

la cavité branchiale et ayant déjà formé leur coquille embryonnaire. On cite également un Mollusque Tectibranche, *Diaphana minuta* Brown, dont les larves, souvent entraînées vers le large et en profondeur par les courants, forment alors une coquille beaucoup plus développée que celle des individus accomplissant normalement leur évolution à la côte. Bien plus, l'on a pêché en plein Atlantique des larves d'un Pleuronecte du genre *Bothus,* forme côtière cependant, qui étaient en train de se métamorphoser à 300 milles au large de toute côte et d'autres dont la métamorphose était achevée.

Mais un des cas les plus intéressants à cet égard et les plus suggestifs est fourni par les modalités du développement de certains *Munida* des Mers Australes. Le *Munida gregaria* (Fabr.), comme la plupart des Anomoures, a des larves pélagiques dont les transformations aboutissent à un stade post-larvaire connu sous le nom de *Grimothea.* A ce stade, les individus, d'abord entièrement transparents, deviennent au bout de quelques mois d'un rouge brillant quasi-uniforme et constituent de vastes essaims en surface. Leur carapace mesure alors de 7 à 10 millimètres de longueur. Normalement, leur métamorphose s'achève sur le fond où ils prennent les caractères de l'adulte, dès la taille de 13 millimètres.

Cependant, dans les captures du *Discovery,* H. MATTHEWS (1932) a trouvé des *Grimothea* encore pélagiques à 12 millimètres, et, au large des côtes de Patagonie, dans une région particulièrement riche en Diatomées qui forment la base de leur nourriture, de très nombreux individus de 18 à 33 millimètres de longueur, nageant également en surface, qui semblent adultes, mais ont conservé quelques caractères larvaires: faible calcification, moindre développement des épines, pinces plus longues et plus grêles, etc. Comme la présence sporadique entre deux eaux de quelques adultes était déjà connue, CHILTON avait autrefois (1909) émis l'hypothèse que les *Grimothea,* en l'absence de fond convenable, restaient pélagiques un temps plus ou moins long suivant la plus ou moins grande abondance de la nourriture mise à leur disposition et qu'ils pouvaient même devenir adultes et sexuellement mûrs dans le plancton.

Cette hypothèse se trouve, ainsi, fortement étayée par l'analyse des captures du *Discovery.* Elle est en tout cas réalité pour un Anomoure très voisin, le *Pleuroncodes planipes* Stimson, qui demeure pélagique à l'état adulte et forme des essaims considérables dans le Pacifique, au large des côtes du Mexique et de Californie.

On saisit, par ces quelques exemples, que l'on pourrait multiplier, les étapes du passage progressif à la vie pélagique permanente d'organismes originairement benthiques, par prolongation de la phase planctonique des larves. Mais, suivant que ce changement de vie aura permis ou non le déroulement complet des stades larvaires, jusques et y compris la métamorphose, on aura affaire à des types pélagiques d'aspect bien différent.

Dans le premier cas — qu'illustrent précisément les Anomoures dont il vient d'être question — l'adulte devenu pélagique, dont les éléments génitaux

n'auront mûri qu'après la métamorphose, sera, en dépit de son nouvel habitat, peu dissemblable de ses congénères. Tels sont, par exemple, la *Planktoplana Challengeri* Graff ou le *Planocera pellucida* (Mertens) des Mers du Japon, que rien ne distingue, si ce n'est leur plus grande transparence, des Turbellariés benthiques. Tels sont, encore, parmi les Mollusques, le *Glaucus atlanticus* Forster pour les Nudibranches et le *Planktomya Henseni* Simroth pour les Lamellibranches.

Mais il en sera tout autrement si cette maturité sexuelle intervient précocement chez des organismes que l'absence de conditions favorables a maintenu dans le plancton à l'état larvaire. Cette maturité sexuelle, aura alors pour effet d'inhiber définitivement la métamorphose et de laisser à l'adulte, au moins en partie, ses attributs larvaires. C'est à cette catégorie qu'appartiennent, entre autres, tous ces êtres pélagiques que nous citions au début de cet article et qu'à bon droit l'on a pu comparer à des larves néoténiques. Et c'est là, dans l'enchaînement de ces processus que l'on ne peut s'empêcher de soupçonner quelqu'action hormonale analogue à celle de cette „hormone juvénile ou inhibitrice" dont WIGGLESWORTH (1934, 1940) a montré l'origine et précisé le rôle chez les Insectes, ou à celle de la glande du sinus des Crustacés dont PANOUSE (1946) a analysé l'influence sur le développement des ovaires.

LITERATURE

BOAS, J. E. V., 1939. Die Gattung *Polycheles,* ihre Verwandtschaftliche Stellung und ihre postembryonale Entwicklung. Kgl. Danske Vidensk. Selskab, Biolog. Meddel. 14, No. 7.

CHILTON, C., 1909. Crustacea of the Subantarctic Islands of New Zealand. The subantarctic Islands of New Zealand (Wellington) 2, p. 612.

DAY, J. H., and WILSON, D. P., 1934. On the relation of the substratum to the metamorphosis of *Scololepis fuliginosa* (Cl.). J. Mar. Biol. Assoc., 19, p. 655.

GARSTANG, W., 1946. The morphology and relations of the Siphonophora. Quart. Journ. Micr. Sci., N.S. 87, p. 103.

GOLDSCHMIDT, R., 1933. A note on *Amphioxides* from Bermuda based on Dr. W. Beebe's Collections. Biol. Bull., p. 32.

GRAVIER, CH., 1904. Recherches sur un Cerianthaire pélagique du Golfe de Californie (*Dactylactis benedeni,* nov. sp.). Ann. Sc. Nat. Zool., 8e. sér., 20, p. 253.

JÄGERSTEN, G., 1940. Die Abhängigkeit der Metamorphose vom Substrat des Biotops bei *Protodrilus.* Arch. f. Zool., 32 A, No. 17.

KYLE, H. M., 1913. Rep. Danish. Ocean. Exped. 1908-'10, A1.

MATTHEWS, L. HARRISON, 1932. Lobster-Krill Anomuran Crustacea that are the Food of Whales. Discovery Reports, 5, p. 467.

MONRO, C. C. A., 1931. A Note on the Pelagic phase of a Polychaete Worm belonging to the Family *Terebellidae.* Ann. Mag. Nat. Hist. 10, 7, p. 212.

NELSON, TH. C., 1928. Pelagic dissoconchs of the common mussel, *Mytilus edulis,* with observations on the behaviour of the larvae of allied genera. Biol. Bull. Wood's Hole, 55, p. 180.

PANOUSE, J.-B., 1946. Recherches sur les phénomènes humoraux chez les Crustacés. Ann. Inst. Océan., 23, p. 65.

THOMPSON, E.-E., 1943. *Paguridae* and *Coenobitidae.* John Murray Exped. 1933-34, 7, No. 5.

WIGGLESWORTH, V. B., 1934. The physiology of ecdysis in *Rhodnius prolixus.* Quart. J. Micr. Sci., 77, p. 191.

——, 1940. The determination of characters at metamorphosis in *Rhodnius prolixus.* J. Exp. Biol., 17, p. 201.